



Facultad de Veterinaria
Universidad Zaragoza



Trabajo Fin de Grado en Veterinaria

Del Proailurus al gato doméstico: evolución de la Familia Felidae

From Proailurus to the domestic cat: evolution of the Family Felidae

Autora

Ana Laura Sánchez Martínez

Directores

Adriana Casao Gascón
Alejandro Sierra Sainz-Aja

Facultad de Veterinaria

2017

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	1
Introducción	2
Familia Felidae	2
Taxonomía	2
Características	3
Historia	3
Justificación y objetivos	4
Metodología	5
Resultados y discusión	5
El género <i>Proailurus</i>	5
Los primeros felinos	6
Felinos actuales	8
Linajes y migraciones	10
Subfamilia Pantherinae	12
Linaje <i>Panthera</i>	12
Género <i>Neofelis</i>	13
Género <i>Panthera</i>	13
Tigre	13
Leopardo de las nieves	15
León	15
Leopardo	17
Jaguar	17
Subfamilia Felinae	18
Linaje <i>Catopuma</i>	18
Linaje <i>Caracal</i>	19
Linaje <i>Ocelote</i>	20
Linaje <i>Lynx</i>	21
Linaje <i>Puma</i>	23
Linaje Gato Leopardo	23
Linaje Gato	25
La domesticación	26
Cambios debidos a la domesticación	27

La domesticación del gato	27
Cuándo y dónde	28
Chipre	28
Egipto	29
China	30
Conclusiones	31
Conclusions	31
Valoración personal	32
Bibliografía	32

RESUMEN

La familia Felidae abarca un alto número de géneros y especies con una gran variedad entre ellas, tanto en hábitos y comportamiento como en tamaño y hábitat. Esta gran diversidad resulta sorprendente si tenemos en cuenta que todas ellas descienden de un mismo ancestro común, el *Proailurus lemanensis*. Sin embargo, a pesar de que existen muchas especies de felinos en la actualidad, una gran parte de ellas se encuentra en peligro de extinción.

En este trabajo se sigue la línea evolutiva de la familia Felidae, empezando por su ancestro común, *Proailurus lemanensis*, siguiendo por las especies extintas y llegando a las especies actuales. Para acercarnos a los primeros felinos, se desarrolla la evolución y la relación entre los distintos clados descendientes del género *Proailurus* y como únicamente una de estas ramas dio lugar a los felinos modernos. Estos últimos se dividen en primer lugar en subfamilias (Pantherinae y Felinae) y después en linajes, que es el principal método de clasificación actual. Estos linajes, por orden de aparición en el tiempo son: Panthera, Catopuma, Caracal, Ocelote, Lynx, Puma, Gato Leopardo y Gato Doméstico. Finalmente, se recoge toda la información actual sobre la domesticación del gato, que se produjo hace 9.500 años en Oriente Medio.

ABSTRACT

From Proailurus to the domestic cat: evolution of the Family Felidae

The Felidae family includes a big number of genus and species with a high variety between them in terms of habits, behaviour, size and habitat. This great diversity is astonishing if we keep in mind that all of them are descended from the same common ancestor (*Proailurus lemanensis*). However, despite the fact that a lot of species of felines are living currently, a big fraction of them are endangered.

This project follows the evolutionary line of the Felidae family, starting from their common ancestor from *Proailurus lemanensis*, following the extinct species and ending with the extant species. In order to learn more about those first felines, it expands on the evolution and relationships of the different clades which are descendant of genus *Proailurus* and shows how only one of these branches gave rise to modern felines. These last ones are divided, firstly, by subfamilies (Pantherinae and Felinae) and, secondly, by lineages, which is the main classification method nowadays. These lineages are, in order of appearance in time: Panthera, Bay Cat, Caracal, Ocelot, Lynx, Puma, Leopard Cat and Domestic Cat. Finally, it collects all the current information about the cat domestication, which occurred 9,500 years ago in the Middle East.

INTRODUCCIÓN

Familia Felidae:

Actualmente, la familia Felidae tiene una gran importancia, no sólo por incluir al gato doméstico, que convive con el ser humano tanto en zonas urbanas como rurales, sino también por el gran número de especies que la conforman. Algunas de estas especies pasan más desapercibidas que otras e incluso resultan desconocidas para la mayoría de la población, pero otras tienen un importante impacto social y podemos encontrar referencias y representaciones de estos animales en nuestro día a día sin ningún tipo de dificultad. Entre ellas, los grandes felinos son admirados por el hombre por su morfología y sus habilidades, por lo que frecuentemente es utilizada su imagen como símbolo de distintas marcas o emblemas de ciudades.

Taxonomía:

Como introducción a la familia Felidae, resulta útil recurrir a su clasificación taxonómica (Figura 1), ya que nos permite conocer sus características más básicas y cuáles son sus semejanzas y diferencias con el resto de familias del reino animal.

- **Dominio: Eukaryota.** Es el dominio que incluye a todos los organismos con una o más células eucariotas, que son aquellas caracterizadas por poseer un núcleo celular diferenciado. Se divide en cuatro reinos.
- **Reino: Animalia.** Agrupa a todos los organismos eucariotas, pluricelulares, de nutrición heterótrofa, y que presentan tejidos. Sus células carecen de pared celular y cloroplastos.
- **Filo: Chordata.** La característica común que comparten todos los miembros de este filo es la presencia de la notocorda.
- **Subfilo: Vertebrata.** Incluye todos los cordados con columna vertebral.
- **Clase: Mammalia.** Esta clase agrupa a todos los mamíferos, vertebrados homeotermos con glándulas mamarias que producen leche para alimentar a sus crías. Todos los animales que pertenecen a esta clase son vivíparos, salvo algunas excepciones, como el ornitorrinco y el equidna.(2)

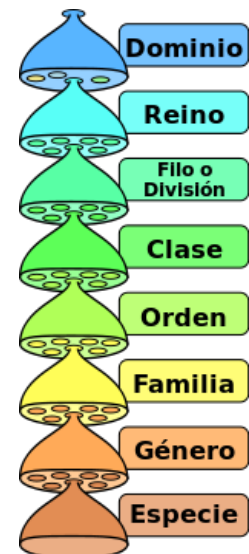


Figura 1. Categorías taxonómicas principales.(1)

- **Orden: Carnívora.** Pertenecen a este orden todos aquellos mamíferos que ingieren carne en su dieta. Por lo general son terrestres y con caninos muy desarrollados. Dentro del orden Carnívora se encuentran los subórdenes Feliformia y Caniformia.
- **Suborden: Feliformia.** Incluye a los felinos, las hienas, las mangostas, las civetas y otras especies relacionadas. Se caracterizan por presentar bullas auditivas y garras retráctiles o semirretráctiles, lo que permite diferenciarlos del suborden Caniformia.

Características:

Los miembros de la familia Felidae son **hipercarnívoros**, lo que significa que su dieta se compone en más de un 70% de carne; en cambio, el resto de especies del orden Carnívora sólo consumen 50-60% de carne junto a materia vegetal, por lo que el cambio a una dieta hipercarnívora se considera una característica derivada de la familia Felidae.(3)

Debido a sus hábitos alimenticios, la familia Felidae ha evolucionado para adaptarse a la **caza**. Poseen cuerpos atléticos y son conocidos por su velocidad y su sigilo: así, el animal terrestre más veloz es el guepardo, capaz de alcanzar los 115 km/h cuando persigue a sus presas. Para camuflarse, muchos felinos presentan un pelaje con manchas o estrías, que les permite confundirse más fácilmente con su entorno.

Estos carnívoros están dotados de **adaptaciones sensoriales** que les ayuda a localizar a sus posibles presas antes de ser descubiertos. Su capacidad visual está adaptada a la caza, tienen una gran visión y junto a sus bigotes, capaces de captar información táctil, pueden cazar durante la noche. También han desarrollado una gran capacidad auditiva que les permite detectar las comunicaciones ultrasónicas de sus presas y sus movimientos. Este incremento en la audición ha ido evolucionando desde sus antepasados hasta el gato actual.(4)

Historia:

Hoy en día, la historia evolutiva de los grandes felinos sigue sin conocerse en su totalidad, ya que continuamente se van produciendo nuevos hallazgos, desde descubrimientos de nuevos fósiles hasta estudios genéticos más precisos. De esta forma, el progreso tecnológico de los últimos años ha permitido avanzar a grandes pasos en este proceso y revisar teorías antiguas, algunas erróneas, lo que ha permitido ampliar los conocimientos sobre la familia Felidae.

Actualmente, se acepta que todas las especies actuales y las ya extintas descienden de un mismo ancestro común, **Proailurus**, el cual se cree que vivió en Asia durante el Oligoceno (hace 38-26 millones de años), y que desde allí se fue extendiendo por el resto del planeta. Los felinos modernos, en cambio, aparecieron en el Mioceno Tardío (hace 10-5 millones de años).

Determinar la historia evolutiva y la divergencia de los miembros de esta familia se complica si tenemos en cuenta que los eventos de especiación que se produjeron fueron relativamente rápidos y recientes, a lo que se suman las pocas diferencias dentales y morfológicas entre estas especies, los procesos de evolución paralela y el incompleto registro fósil. Tradicionalmente se han usado los métodos morfológicos para determinar su historia evolutiva (como, por ejemplo, el tamaño de la mandíbula y el cráneo), pero gracias al desarrollo de técnicas de biología molecular, se ha podido revisar esta clasificación y se ha avanzado mucho en el establecimiento de su filogenia en los últimos años.(5)

Por otra parte, muchas de las especies pertenecientes a la familia Felidae se encuentran en peligro de extinción, mientras que otras ya han desaparecido. El ritmo de extinción de especies salvajes va en aumento, multiplicándose por una tasa de entre 100-1000 veces debido, entre otros motivos, a la pérdida del hábitat natural de muchas de estas especies y a la caza abusiva; sin embargo, hasta la fecha no se ha documentado ninguna especie de animal doméstico que se haya extinguido.(6)

Por todo ello, la **Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza** (IUCN) ha desarrollado la **Lista Roja**, que recoge el estado de conservación de la mayor parte de las especies del mundo. Esta lista clasifica las especies en preocupación menor (**preocupación menor, casi amenazada**), amenazada (**vulnerable, en peligro de extinción, en peligro crítico de extinción**) y extintas (**extinta en estado silvestre, extinta**), en orden de menor a mayor peligro.(7)

Por todo esto, resulta importante estudiar los motivos que están llevando a esta tasa de extinción tan alta y qué medidas se pueden tomar para evitar que más especies se extingan.

JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

Hace aproximadamente 25 millones de años, el *Proailurus lemanensis* habitaba el planeta. A partir de esta especie fueron apareciendo diversos géneros de la familia Felidae, la mayoría de los cuales se extinguieron, salvo los que darían lugar a los felinos actuales tras un largo proceso evolutivo. A partir de hallazgos paleontológicos y de biología molecular se han realizado numerosos estudios sobre su historia evolutiva para conocer cómo ha sido este proceso y qué relación existe entre esas primeras especies de *Proailurus* con las especies de felinos actuales. Otra cuestión que también se ha estudiado es la domesticación del gato doméstico, la cual empezó en Oriente Medio hace 9.500 años, y que aún no se conoce en profundidad.

Por tanto, los **objetivos** de este trabajo son:

- Conocer la historia evolutiva de la familia Felidae a partir de su ancestro común y cómo se fueron distribuyendo sus distintas líneas evolutivas por todo el mundo
- Profundizar en las especies pertenecientes a esta familia y reflexionar sobre los motivos de la extinción de algunas de ellas
- Indagar en la historia del gato doméstico y su relación con otras especies felinas y analizar la influencia del ser humano en su evolución y domesticación

METODOLOGÍA

Para la realización de este trabajo ha sido necesario buscar artículos científicos relacionados con el tema en las bases de datos que ofrece la Universidad de Zaragoza como *Web of Science* o *Science-Direct*. Para encontrar la mayor información posible también se han consultado libros, tanto físicos (*Cats*, de Katharine M. Rogers) como digitales (*Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*, de Melinda A. Zeder et al.), mientras que para profundizar en algunos temas o encontrar algunos datos concretos se ha recurrido a páginas web como la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El género *Proailurus*

El origen de la familia Felidae se localiza durante o justo después del Eoceno (hace aproximadamente 33,9-23 millones de años).(8) La especie más temprana de toda la familia Felidae es el ***Proailurus lemanensis*** (Figura 2), una especie carnívora que habitó en Eurasia.(9) Existen otros géneros como *Stenogale* y *Haplogale* que también son feliformes y son parientes cercanos del propio *Proailurus*.(10)

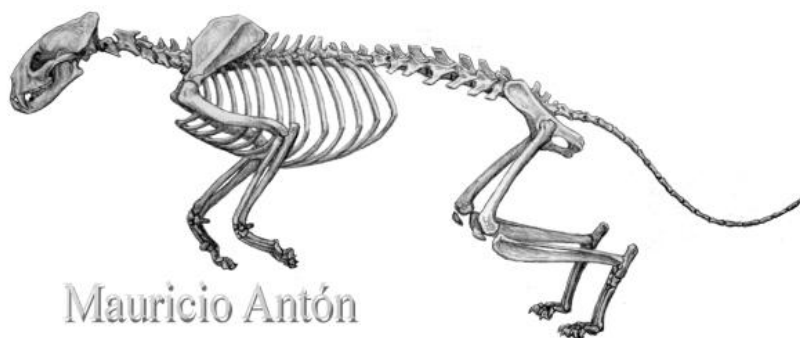


Figura 2. Ilustración del esqueleto de un *Proailurus lemanensis* realizado por el artista paleontológico Mauricio Antón.(11)

Se conocen tres especies dentro del género *Proailurus* (*P. lemanensis*, *P. bourbonnensis* y *P. major*). Todas ellas eran de tamaño similar al de un lince, y su dentadura ya era muy similar a la de los felinos actuales, salvo algunos elementos que se han reducido a lo largo del proceso evolutivo.(9)

No se conoce con certeza la presencia de *Proailurus* fuera de Europa. Hay algunos hallazgos en lugares como Mongolia y Nebraska que parecen pertenecer a este género, pero hay discrepancia de opiniones al respecto, y al no haberse llegado a una conclusión, se considera que el género *Proailurus* tuvo una distribución geográfica limitada.(9)

Según Johnson et al. (12), se consideran **rasgos ancestrales** de toda la familia Felidae un cuerpo pequeño, orejas redondeadas y colas largas. Se cree que el *Proailurus lemanensis* compartía todos estos rasgos, los cuales transmitió a todos sus descendientes con alguna excepción, como se aprecia en la figura 3: las especies pertenecientes al género *Panthera* desarrollaron un cuerpo más grande que el resto, mientras que una reducción de la largura de la cola se ve sólo en caracales y lince, junto con las orejas puntiagudas, que también aparecen en el género *Felis*; sin embargo, el resto de sus descendientes mantienen las mismas características presentes en el género *Proailurus*.

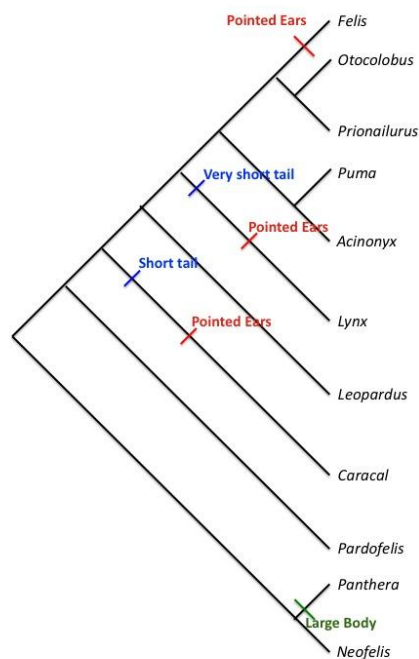


Figura 3. Cladograma que muestra los rasgos ancestrales de la familia Felidae y los algunos cambios morfológicos que se han ido produciendo a lo largo de la evolución.(3)

Los primeros felinos

Los primeros felinos se caracterizaban por sus largos dientes caninos, que generalmente tenían forma curva. Hubo un tiempo en el que poblaban todo el planeta, pero todos ellos desaparecieron al final del último periodo glacial, durante el Pleistoceno.(13)

Los primeros fósiles encontrados pertenecientes a la familia Felidae se sitúan hace 28 millones de años, por lo que los félidos debieron aparecer en algún momento antes de esa época.(9)

A partir de *Proailurus*, evolucionaron sus dos subfamilias principales: **Felinae**, correspondiente a los félidos actuales, y **Machairodontinae**, o macairodontinos, los conocidos como dientes de sable, aunque no todos los miembros de esta subfamilia tuvieran esta característica (Figura 4).

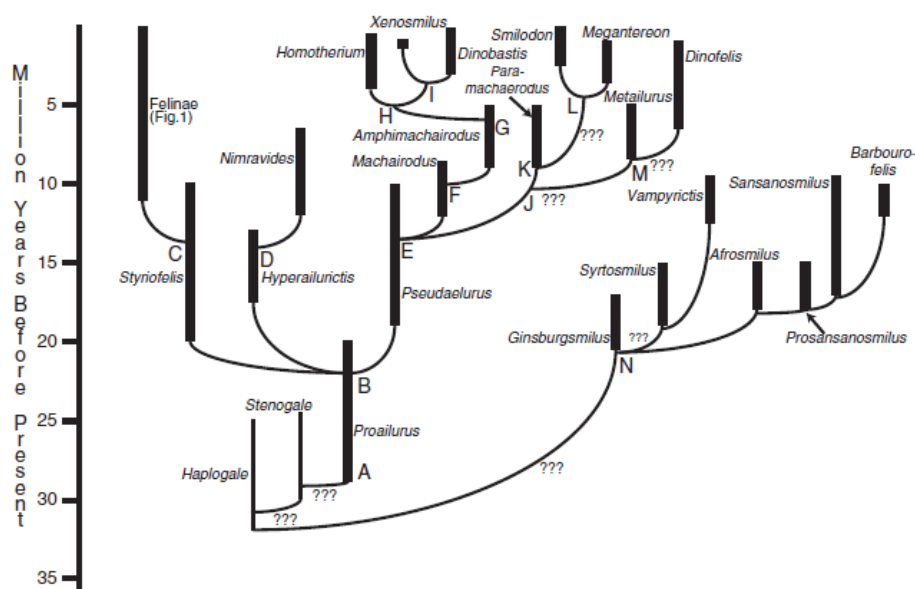


Figura 4. Árbol evolutivo de la familia Felidae propuesto por Werdelin. Las líneas gruesas indican presencia de fósiles.(9)

Después del *Proailurus*, el siguiente félido que apareció fue el ***Pseudaelurus***, evolucionado a partir del mismo *Proailurus*, y con el que convivió algún tiempo. Hay indicios de su presencia tanto en Europa como en Arabia, Asia y Norteamérica, pero los restos encontrados en Europa son los más antiguos, lo que sugiere un origen único en Europa, desde donde luego se fue dispersando a otras zonas geográficas. Es bastante probable que las distintas especies de *Proailurus* y de otros géneros relacionados dieran lugar a las diferentes especies de *Pseudaelurus*. En Europa se han identificado al menos cuatro especies (de menor a mayor tamaño: *P. turnauensis* (= *P. transitorius*), *P. lorteti*, *P. romieviensis* y *P. quadridentatus*), con diferencias entre ellas que se creen mínimas.(9)

El siguiente paso fue la evolución de *Machairodus* al género ***Amphimachairodus***, que se produjo de manera gradual. Este, a su vez, dio lugar a los géneros *Homotherium*, *Dinobastis* y *Xenosmilus*; al conjunto de estos géneros se le conoce como clado Homotheriini.(9)

Paralelamente a esta línea evolutiva, pero igualmente dentro de los dientes de sable, evolucionó el género ***Paramachaerodus***, también a partir del *Pseudaelurus*. Las especies de

este género eran mucho más pequeñas que los mencionados anteriormente (*Machairodus* y *Amphimachairodus*). El clado Smilodontini descende del género *Paramachaerodus*, con dos géneros distintos: *Megantereon* y *Smilodon*, los que probablemente sean las especies más conocidas de todas las mencionadas en este apartado por encontrarse bastantes presentes en la cultura popular. Werdelin (9) considera esto uno de los principales problemas a la hora de clasificar y organizar la taxonomía de los dientes de sable, ya que considera que la mayoría de estudios se han centrado demasiado en el *Smilodon* y se ha utilizado como ejemplo morfológico y evolutivo del grupo, cuando se trata de una especie bastante tardía y ya evolucionada con respecto a sus ancestros.

En la figura 5 se pueden observar las considerables diferencias entre los clados Homotheriini y Smilodontini. Las mayores diferencias se encuentran a nivel dental, ya que los Homotheriini no tenían los colmillos tan desarrollados como los Smilodontini, y, en cambio, tenían más evolucionadas las muelas carniceras. Además, corporalmente los Smilodontini eran más robustos y grandes que los Homotheriini.(9)

El llamado clado **Metailurini** también evolucionó desde el género *Pseudaelurus*. Se compone de tres géneros principales: *Dinofelis* (con 10 especies), *Metailurus* (con 4 especies) y *Stenailurus* (con tan sólo una especie). Algunas especies de *Dinofelis* guardan un gran parecido con el género *Panthera* mientras que otras se asemejan más a los dientes de sable, con la excepción de la ausencia de sus característicos rasgos craneodentales.(9)

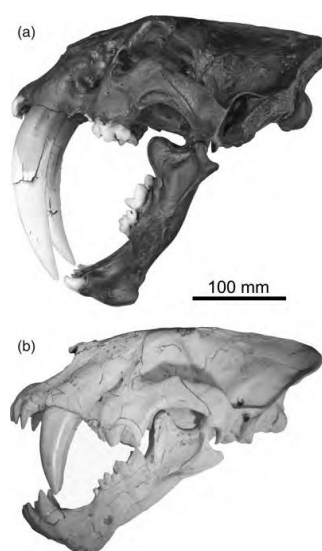


Figura 5. (a) Cráneo de *Smilodon fatalis*, encontrado en Estados Unidos. (b) Cráneo de *Homotherium spp.*, encontrado en China.(9)

El género **Nimravides**, endémico de Norteamérica, se originó a partir de *Hyperailurictis* el cual se supone descendiente del *Proailurus*. *Nimravides* se diferenciaba de sus ancestros por algunos rasgos morfológicos como una mandíbula más prominente y cambios en la dentición. Todas estas diferencias muestran cierta similitud con la morfología propia de los dientes de sable. Sin embargo, este género se extinguió al final del Mioceno (hace 5 millones de años), sin dejar linajes descendientes.(9)

Felinos actuales:

A pesar de todas las líneas evolutivas anteriormente mencionadas, la de la subfamilia **Felinae** surgió de manera independiente desde el *Styriofelis*, descendiente del *Proailurus*, durante el

Mioceno Tardío, y se ha convertido en una de las familias de carnívoros más importante, presente en todos los continentes menos en la Antártida.(12)

A menudo se sugiere que el **tamaño** es el factor principal a la hora de clasificar a las distintas especies de la familia Felidae, ya que se encuentra íntimamente ligado a la filogenia de esta familia. Así, entre los felinos actuales claramente existe una gran diferencia en cuanto a tamaño corporal, que oscila desde 1 kg en el gato herrumbroso (*Prionailurus rubiginosus*) hasta los 300 kg en algunas subespecies de tigres. También conviene mencionar que se estima que algunas de las especies de felinos extintas pudieron alcanzar los 400 kg, aunque el *Proailurus* se calcula que pesaba en torno a los 9 kg.(8)

Otra característica que diferencia a las distintas especies de felinos es el **sonido** que pueden emitir. La mayoría de los grandes felinos tienen la capacidad de rugir debido a que tienen el hueso hioides más flexible, mientras que los pequeños felinos, al estar más endurecido este hueso, no pueden rugir pero sí ronronear.(14)

Todas las especies pertenecientes a la familia Felidae difieren de las anteriormente descritas por tener los dientes caninos más cónicos y más pequeños. Sin embargo, es complicado investigar la historia evolutiva de esta familia por diversos motivos, como que los procesos de especiación fueron rápidos y bastante recientes, que las características dentales y del esqueleto son muy similares entre las diversas especies, que existen procesos de evolución paralela y que el registro fósil es incompleto.(12) Sobre esto último, Werdelin (9) teoriza que puede deberse a tres factores: el primero, que sus hábitats fueran más desfavorables para la fosilización que aquellos en los que habitaban los dientes de sable; el segundo, que la población de Felinae fuera inferior en número a la de los dientes de sable; y, por último, que al haber menos diferencias entre las distintas especies de Felinae sea más difícil distinguirlas. Además de estas razones, también es importante mencionar que los dientes de sable han sido más populares entre los investigadores, por lo que han recibido más atención. Por todo esto apenas se encuentra información de ancestros de los linajes de felinos modernos, desde el *Styriofelis* hasta especies mucho más tardías.

A continuación se explica la clasificación de los felinos modernos con un poco de su historia evolutiva para después ir ahondando en las diversas especies con las que convivimos en la actualidad.

Linajes y migraciones

La familia Felidae se divide en dos subfamilias: Pantherinae y Felinae. También se puede subdividir en función de su tamaño (pequeños-medianos y grandes). Sin embargo, la clasificación más utilizada a la hora de estudiar los miembros actuales de la familia Felidae es la división en **linajes**, cada uno de los cuales incluye uno o varios géneros (Figura 6).(9)

Los estudios filogenéticos desarrollados por Zhang et al. (5) (Figura 7) a partir de DNA

mitocondrial demostraron que las subfamilias Felinae y Pantherinae divergieron casi simultáneamente, aunque esta última fue algo anterior.

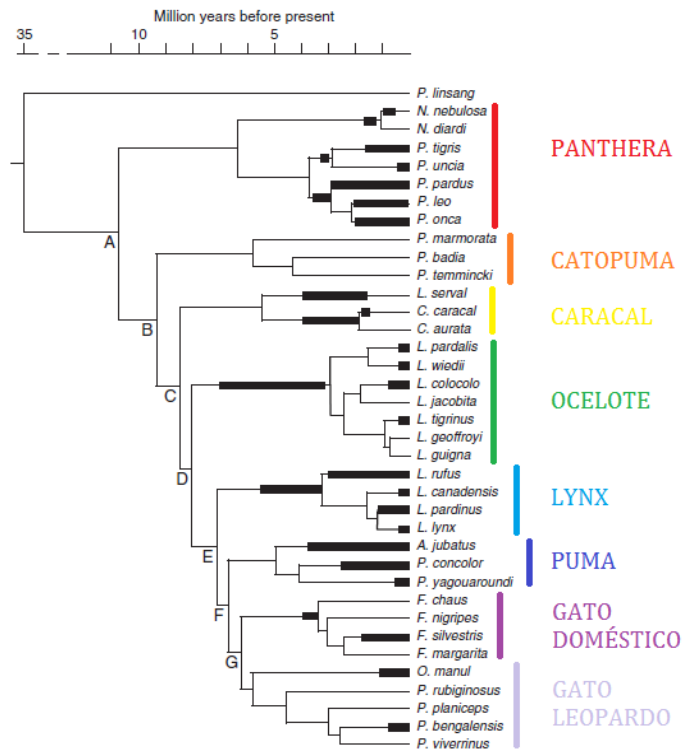


Figura 6. Árbol filogenético de Werdelin (9).

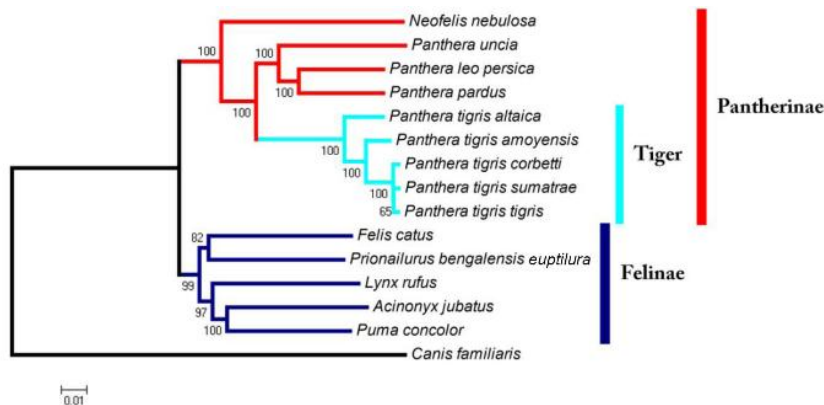


Figura 7. Árbol filogenético de la familia Felidae reconstruido a partir de genomas mitocondriales. (*Canis familiaris* se usó como referencia).(5)

Así, la evolución de los felinos modernos empezó con la divergencia de la subfamilia Pantherinae, a la que se denomina linaje **Panthera**, con el género *Neofelis* en primer lugar, seguida por el género *Panthera*. Todas las especies de este linaje son las consideradas como grandes felinos. Tras el linaje Panthera, fueron divergiendo el resto de linajes, incluidos los de los pequeños felinos: **Catopuma** (con tres especies asiáticas en la actualidad: gato de Borneo, gato dorado asiático y gato jaspeado), **Caracal** (con tres especies africanas: caracal, serval y

gato dorado africano), **Ocelote** (con siete especies), **Lince** (con cuatro especies del género *Lynx*), **Puma** (con las especies pertenecientes a los géneros *Puma* y *Acinonyx*), **Gato Leopardo** (con los géneros *Otocolobus* y *Prionailurus*) y **Gato Doméstico** (con todas las especies del género *Felis*).⁽¹²⁾

Johnson et al. (12) proponen la siguiente hipótesis sobre la historia evolutiva y migración de los félidos (Figura 8): Los felinos modernos surgirían en Asia con la divergencia del linaje *Panthera* hace 10,8 millones de años, seguido por el linaje *Catopuma* hace 9,4 millones de años. Esta época se corresponde con el Mioceno Tardío, cuando el nivel del mar era extremadamente bajo. La primera migración (**M1**) ocurriría hace 8,5-5,6 millones de años, cuando un ancestro del linaje *Caracal* llegó a África. La segunda migración (**M2**) se produciría gracias a la formación del puente de Beringia que unía Asia con América gracias al descenso del nivel del mar. A través de este puente un ancestro del resto de los cinco linajes llegaría a Norteamérica por primera vez hace 8,5-8,0 millones de años. Esta migración coincidiría con el periodo en el que otros muchos carnívoros llegaron desde Eurasia al Nuevo Mundo. A partir de ese ancestro se diferenciarían los linajes del ocelote, del puma y del lince hace entre 8,0 a 6,7 millones de años. Posteriormente, a través del istmo de Panamá se produciría la migración a América del Sur (**M3**). Hace 6,7-6,2 millones de años los linajes del gato leopardo y del gato doméstico probablemente divergieron de las poblaciones que vivieron en Eurasia en esa época (y que permanecieron allí antes de la migración a América -antes de M2- o que hubieran vuelto de América por Bering -M4-, como se ha teorizado con especies de las familias Canidae y Camelidae). Además, aparte de estas migraciones, se postulan otras seis más producidas durante el Plio-Pleistoceno:

1. El *Acinonyx jubatus* o guepardo se originó en América del Norte a partir del linaje del puma y migró a Asia Central y África. (**M5**)
2. Los antepasados de los lince euroasiáticos e ibéricos migrarían desde Bering hasta Eurasia hace 1,6 - 1,2 millones de años. (**M6**)
3. Se asocian tres migraciones a especies del género *Panthera* de Asia, que se movieron hasta América (jaguar -**M7**- y león -**M8**) y a África (león y leopardo -**M9**).
4. La última migración propuesta incluye las especies *Felis margarita*, *Felis nigripes* y *Felis silvestris lybica* que migraron desde Eurasia a África. (**M10**)

Los cambios de temperatura, junto al bajo nivel del mar asociado a las glaciaciones del Pleistoceno, también facilitaron los movimientos entre Norteamérica y Asia de otras especies de animales como los roedores y de los humanos.

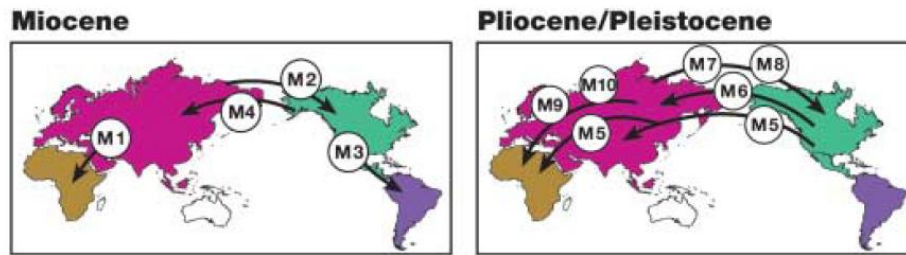


Figura 8. Representación de las migraciones propuestas por Johnson et al.(12)

Subfamilia Pantherinae

Linaje Panthera

El linaje Panthera incluye a los géneros *Neofelis* y *Panthera*. Esta subfamilia se divide en cinco grupos de **grandes felinos**: león (*Panthera leo*), tigre (*Panthera tigris*), jaguar (*Panthera onca*), leopardo (*Panthera pardus*) y leopardo de las nieves (*Panthera uncia*), además del género *Neofelis* (Figura 9). Este último divergió del género *Panthera* hace aproximadamente 6 millones de años.(15)

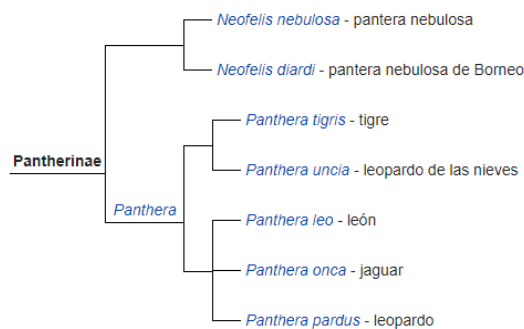


Figura 9. Filogenia de la subfamilia Pantherinae.(16)

Se calcula que el linaje Panthera divergió de la línea principal de félidos hace alrededor de 10,8 millones de años y desde entonces ha constituido un largo linaje evolutivo separado del resto de la familia. Se trata del linaje con el mejor registro fósil, pero a su vez muchos de estos fósiles se encuentran indocumentados por lo que gran parte de su historia evolutiva aún es desconocida en la actualidad. De hecho, este linaje empezó hace 10,8 millones de años, y sin embargo el fósil más antiguo encontrado tiene apenas 3,8 millones de años.(9)

El árbol filogenético desarrollado por Zhang et al. (5) (Figura 7) a partir de DNA mitocondrial establece que la pantera nebulosa (*Neofelis nebulosa*) fue la primera que divergió, seguida por el tigre (*Panthera tigris*). Según el registro fósil, el leopardo de las nieves (*Panthera uncia*) evolucionó después del tigre (*Panthera tigris*), y más tarde, aparecieron el león (*Panthera leo*) y el leopardo (*Panthera pardus*) a partir de un ancestro común.

Género Neofelis

La **pantera nebulosa** o *Neofelis nebulosa* es la primera de las especies de félidos de la subfamilia Pantherinae existentes en la actualidad que divergió evolutivamente. Se considera el miembro más basal del linaje Panthera, al estar menos relacionado con el resto de especies.(17,18) Incluye tres subespecies.(19)

Se caracteriza por ser una especie arbórea debido a su excelente capacidad como trepadores, y habita en los bosques de algunos países del Este de Asia. Esta especie se encuentra amenazada por la pérdida de su hábitat, por la deforestación y por la caza furtiva.(4) La IUCN la clasifica como especie vulnerable y prevé que su población vaya disminuyendo.(7)

Dentro del género *Neofelis* también se encuentra la especie *Neofelis diardi*, conocida como **pantera nebulosa de Borneo**. Hasta hace tan sólo diez años era considerada una subespecie de *Neofelis nebulosa* pero gracias al avance en las técnicas de biología molecular se determinó que se trataba de una especie independiente. Además, *Neofelis nebulosa* tiene dos subespecies: *N. n. macrosceloides* y *N. n. nebulosa*. Una tercera subespecie, la **pantera nebulosa de Formosa** (*Neofelis nebulosa brachyura*), endémica de Taiwán se considera extinta. El último avistamiento confirmado fue en 1983, aunque no fue declarada extinta hasta 2013.(20)

Género Panthera

El género *Panthera* se caracteriza por el gran tamaño de sus especies a diferencia del resto de miembros de la familia Felidae. Esta diferencia de tamaño se atribuye a una especialización para la caza, ya que les permite cazar presas mayores. Sin embargo, un cuerpo pequeño es considerado rasgo ancestral ya que lo comparten tanto el ancestro común, *Proailurus*, como el resto de las especies no pertenecientes al género Panthera, y este aumento de tamaño se considera un cambio evolutivo ligado exclusivamente a este género (Figura 3).(3)

Dentro de este género se incluyen las siguientes especies:

Tigre:

La *Panthera tigris* o **tigre** es la especie de felino más grande existente en la actualidad; aun así, tiene un rango muy amplio de tamaños entre sus diversas subespecies, desde el **tigre de Sumatra** (*Panthera tigris sumatrae*) que ronda los 100-150 kg al **tigre siberiano** (*Panthera tigris altaica*) que puede alcanzar los 300 kg. Además, existe un gran dimorfismo sexual en esta especie y, por lo general, las hembras pesan unos 50 kg menos que los machos. Los patrones de su pelaje a rayas son característicos de la especie y únicos en cada individuo.(3)

Aunque el tigre sea considerado el felino más grande, es superado por una especie híbrida: el **ligre**. El ligre es el producto del cruce entre un león y una tigresa, siendo su nombre científico *Panthera leo x tigris*. Puede alcanzar los 4 metros de largo y los 500 kilogramos de peso, ya que no hereda genes inhibidores del crecimiento de ninguno de sus progenitores. Este híbrido es producto de la mano del hombre, ya que en libertad es muy improbable que estos animales se reproduzcan porque sus hábitos difieren bastante. Debido a esto, no vamos a profundizar en esta especie ni en otras especies híbridas como el **tigón**, ya que no se producen de forma habitual en la naturaleza.(21)

Los tigres se encuentran en peligro de extinción, por lo que se están tomando medidas para aumentar su número. En el año 1916 la población de tigres rondaba los 100.000; en el 2016, un siglo después, la cifra se encontraba en los 3.890. Sin embargo, hay que tener en cuenta que en 2010 el número se hallaba en los 3.200, por lo que en seis años se ha conseguido aumentar la cifra en casi 700. Esto se debe sobre todo a los programas de conservación establecidos en países como India, Nepal y Rusia. Tiene especial importancia India, donde habitan dos tercios de la población actual de tigres. Algunas de las medidas tomadas han sido el refuerzo de las patrullas contra la caza furtiva y el pago de las pérdidas de ganado por ataques de tigres.(22)

La especie ***Panthera palaeosinensis*** se considera el ancestro de *Panthera tigris* por los restos fósiles encontrados, un cráneo y una mandíbula.(23) En la actualidad, existen ocho subespecies de tigres (Figura 10), todas ellas en el continente asiático, y además se conocen otras tres subespecies ya extintas: el **tigre de Bali** (*P. t. balica*), el **tigre de Java** (*P. t. sondaica*) y el **tigre del Caspio** (*P. t. virgata*).

Subespecies:

- 1) *Panthera tigris tigris* → Tigre de Bengala
- 2) *Panthera tigris corbetti* → Tigre de Indochina
- 3) *Panthera tigris jacksoni* → Tigre malayo
- 4) *Panthera tigris sumatrae* → Tigre de Sumatra
- 5) *Panthera tigris altaica* → Tigre siberiano, tigre de Amur
- 6) *Panthera tigris amoyensis* → Tigre del sur de China

Figura 10. Subespecies de *Panthera tigris*.(19)

El árbol filogenético de Zhang et al. (5) (Figura 7), revela que *Panthera tigris altaica* fue la primera subespecie que divergió, seguida por *P. t. amoyensis*, *P. t. tigris*, *P. t. sumatrae*, *P. t. corbetti*. Hoy en día, la más abundante de estas subespecies es la del **tigre de Bengala** (*P. t. tigris*).

Leopardo de las nieves:

El **leopardo de las nieves** o *Panthera uncia* habita en montañas de Asia Central y se encuentra amenazada según la IUCN.(7) Antiguamente se incluía dentro del género *Felis*, y posteriormente pasó a ser considerado un género único, género *Uncia*. Sin embargo, los análisis genéticos han confirmado que se trata de una especie del género *Panthera*. De hecho, fue la primera especie en divergir evolutivamente tras el tigre (*Panthera tigris*). (23)

Esta especie, a pesar de tener el hueso hioides similar al resto de grandes felinos, es la única que no ruge. No se sabe con exactitud el motivo pero se cree que pueda estar relacionado con las cuerdas vocales.(24)

Tanto en el caso del leopardo de las nieves (*Panthera uncia*) como en el de la pantera nebulosa (*Neofelis nebulosa*) los únicos fósiles de estas especies que han podido ser identificados han sido algunos dientes sueltos.(9)

León:

El **león** o *Panthera leo* habita principalmente en África, aunque también puede localizarse en una pequeña parte de India. Es considerada una especie vulnerable por la IUCN.(7)

El león sólo es superado en tamaño por el tigre, y se caracteriza por la melena que lucen los machos de la especie. Son más sociales que el resto de felinos, viviendo en manadas, en las que las hembras suelen ser las encargadas de salir a explorar en busca de alimentos.(4)

El primer registro fósil de león data de hace 2 millones de años y fue encontrado en África, aunque se han encontrado otros fósiles posteriores tanto en África como en Eurasia y América. Los leones se extinguieron en América y en partes de Asia al final de la última glaciación, que empezó hace 110.000 años y finalizó hace 10.000.(9)

El **león primitivo de las cavernas** o *Panthera leo fossilis* es considerado el ancestro común tanto de los leones actuales (*Panthera leo*) como del **león de las cavernas** (*Panthera leo spelaea*). Originario del Este de África, migró a Eurasia hace 900.000 años. A partir de este momento, fueron evolucionando las distintas especies de *Panthera leo*, de las cuales una gran parte está extinta en la actualidad.(25) Algunas de estas especies extintas son el mencionado *Panthera leo spelaea* y el *Panthera leo atrox* o **león de Norteamérica**.(9) Algunos autores no las consideran subespecies de *Panthera leo*, y las sitúan en algún punto evolutivo anterior a la divergencia del león y el leopardo. Por un lado, Christiansen (23) considera a la especie *Panthera leo atrox* una especie evolucionada a partir del *Panthera gombaszoegensis* o **jaguar europeo**, y por otro lado, identifica la anatomía del cerebro del *Panthera leo spelaea* más

cercana al tigre que al león. Sin embargo, basándose en las pinturas rupestres, se cree que el *Panthera leo spelaea* compartía algunas características morfológicas con los leones actuales, como la borla al final de la cola y la ausencia de manchas en el pelaje, aunque careciera de melena.

El león de las cavernas (*Panthera leo spelaea*) era el felino de mayor tamaño y aparece con frecuencia en pinturas rupestres.(13) Las representaciones en la cueva Chauvet (Ardèche, Francia) muestran un comportamiento gregario similar al de los leones actuales, con manadas compuestas por hembras y sus crías, y tan sólo uno o dos machos. Estudios de isótopos realizados para analizar la dieta de estos leones de las cavernas lo sitúan en la cima de la pirámide trófica, compitiendo con otras especies de la época como la hiena de las cavernas y los homínidos (*Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*). Durante el Pleistoceno Superior, se encontraba presente en la Península Ibérica, salvo en el tercio Sur. A pesar de tratarse del mayor carnívoro presente en la Península Ibérica durante esa época, también es la especie de felino con menos descubrimientos arqueológicos. Tras la extinción del león de las cavernas (*Panthera leo spelaea*), otra especie no identificada de león colonizó el Sur de Europa, incluyendo la Península Ibérica, durante un breve periodo de tiempo.(25)

Hoy en día conviven seis subespecies de *Panthera leo* (Figura 11). Además de las especies prehistóricas extintas ya mencionadas (león primitivo de las cavernas, león de las cavernas y león americano), también se conoce el **león de Beringia** (*P. l. vereshchagini*) y otras especies que se extinguieron más recientemente, como el **león del Cabo** (*P. l. melanochaitus*) o el **león del Atlas** (*P. l. leo*), que se encuentra extinto en libertad, según la IUCN.(7)

Subespecies:

- 1) *Panthera leo azandica* → León del Congo
- 2) *Panthera leo bleyenberghi* → León de Katanga
- 3) *Panthera leo krugeri* → León del Transvaal
- 4) *Panthera leo nubica* → León Massai
- 5) *Panthera leo persica* → León asiático, surasiático, persa o indio
- 6) *Panthera leo senegalensis* → León de África occidental

Figura 11. Subespecies de *Panthera leo*.(19)

El león y el leopardo, al ser los últimos en divergir dentro del género *Panthera* comparten algunas características que los diferencian del resto de especies pertenecientes al mismo género. Por ejemplo, tanto en el león como en el leopardo se aprecia un **marcado dimorfismo sexual** en el cráneo en comparación con el tigre y el jaguar. Aunque en las especies extintas no se ha estudiado el dimorfismo sexual, se cree que era importante en *Panthera leo spelaea*.

Además, el **fotoperiodo** no afecta al ciclo reproductivo de las hembras de estas dos especies como se ha demostrado gracias a estudios de cría en cautividad, pero en cambio sí que tiene un efecto modulador en otras especies como la pantera nebulosa, el leopardo de las nieves y el tigre; sin embargo, no se tiene información similar con respecto al jaguar.(23)

Leopardo:

El **leopardo** o *Panthera pardus* vive en diversos tipos de hábitats tanto del continente africano como del asiático. Es considerada especie vulnerable por la IUCN.(7,26) Es difícil clasificar las subespecies de *Panthera pardus*, pues se han llegado a nombrar hasta treinta subespecies, pero sólo algunas son aceptadas de manera oficial (Figura 12).

Los fósiles más antiguos de *Panthera pardus* se encontraron en África y tienen alrededor de dos millones de años. Sin embargo, los primeros leopardos que aparecieron en Eurasia no lo hicieron hasta un millón de años más tarde.(9) Durante el Pleistoceno Superior, el leopardo (*Panthera pardus*) se encontraba presente por toda la Península Ibérica, y de hecho, se trata del carnívoro con mayor número de registros en los yacimientos arqueológicos peninsulares. Esto se asocia a la etología de la propia especie: ya que utilizaba las cuevas para refugiarse y dormir y se alimentaba de ungulados de media y pequeña talla que habitaban la península en esa época, como la cabra o el sarrio.(25)

Subespecies:

- 1) *Panthera pardus pardus* → Leopardo africano
- 2) *Panthera pardus orientalis* → Leopardo de Amur
- 3) *Panthera pardus fusca* → Leopardo de la India
- 4) *Panthera pardus delacouri* → Leopardo de Indochina
- 5) *Panthera pardus saxicolor* → Leopardo de Persia
- 6) *Panthera pardus melas* → Leopardo de Java
- 7) *Panthera pardus japonensis* → Leopardo chino del Norte
- 8) *Panthera pardus nimr* → Leopardo de Arabia
- 9) *Panthera pardus kotiya* → Leopardo de Sri Lanka

Figura 12. Subespecies de *Panthera pardus*.(19)

La **pantera negra** no se trata de una especie ni subespecie aparte, sino de una variación negra debida al melanismo de especies del género *Panthera*. En África y Asia se pueden ver panteras negras que se tratan de leopardos negros (*Panthera pardus*) y en América jaguares negros (*Panthera onca*).

Jaguar:

El **jaguar** o *Panthera onca* se trata del tercer felino más grande, después del tigre y el león, y de la única especie perteneciente al género *Panthera* que vive en el continente americano. Su

hábitat se extiende desde el Sur de Estados Unidos hasta el Norte de Argentina. Se encuentra casi amenazado, y su población está en declive.(27)

El jaguar (*Panthera onca*) ha podido ser relacionado con el **jaguar europeo** (*Panthera gombaszoegensis*), el cual es la especie del género *Panthera* más antigua conocida en Europa y que actualmente está extinta. Algunos incluso consideran al jaguar una subespecie del jaguar europeo.(9) Restos fósiles de jaguar europeo se han podido encontrar en África y América además de en Europa, pero al ser incompletos no se ha podido especificar su taxonomía completa.(4) En la actualidad, son reconocidas nueve subespecies de manera oficial.(19)

El jaguar se relaciona con el tigre (*Panthera tigris*) por la atracción por el agua que manifiestan ambas especies: *Panthera onca* se asocia con zonas de agua y a *Panthera tigris* se le conoce por ser buenos nadadores e incluso por aparearse en el agua.(17) Además, muestra similitud morfológica con el tigre, el león y el leopardo.(23)

Subfamilia Felinae

La subfamilia Felinae incluye al resto de linajes de la familia Felidae. En este apartado se expondrán todos los linajes con sus correspondientes géneros y se profundizará en las especies más importantes. El orden en el que son descritos estos linajes corresponde a su orden de aparición en el tiempo.

Linaje Catopuma

El linaje Catopuma divergió hace 9,4 millones de años y está únicamente formado por el **género *Pardofelis*** (Figura 13). Se trata del linaje más cercano al género *Panthera*, aunque no se conoce con certeza su registro fósil. Todas las especies pertenecientes a este linaje habitan en zonas del continente asiático.(9)

Género *Pardofelis*:

- 1) *Pardofelis badia* → Gato de Borneo o gato de la bahía
- 2) *Pardofelis temminckii* → Gato dorado asiático (3 subespecies)
- 3) *Pardofelis marmorata* → Gato jaspeado (2 subespecies)

Figura 13. Especies del género *Pardofelis*.(19)

El **gato de Borneo** o *Pardofelis badia* habita sólo en los bosques de la isla de Borneo en el Sudeste Asiático. También se le conoce como gato de la bahía o gato rojo de Borneo y está clasificado como especie en peligro por la IUCN.(7) No fue descubierto hasta 1858, y toda la información que se tiene sobre este felino se reduce al estudio sobre una sola hembra de la especie, realizado en Tailandia.(14)

El **gato jaspeado** o ***Pardofelis marmorata***, del tamaño de un gato doméstico, se caracteriza por la longitud de su cola, adaptada para mantener mejor el equilibrio en los árboles. De hábitos nocturnos, habita en los bosques del sureste asiático. Se conocen dos subespecies: *P. m. marmorata* y *P. m. charitoni*. La IUCN clasifica esta especie como vulnerable, aunque se conoce poco sobre ella.(7,14)

El **gato dorado asiático, gato dorado de Temminck** o ***Pardofelis temminckii*** es una especie casi amenazada según la IUCN.(7) Su pelaje puede ser de distintos colores, pero suele ser liso, aunque algunos individuos pueden presentar manchas en alguna zona como el vientre. Sin embargo, existe una variante con manchas parecidas a las del leopardo (*Panthera pardus*) por todo el cuerpo que se puede encontrar en China.(28)

Linaje Caracal

El linaje *Caracal* apareció hace 8,5 millones de años e incluye los **géneros *Caracal* y *Leptailurus***, aunque entre ambos sólo engloban en total a tres especies (*Caracal aurata*, *Caracal caracal*, *Leptailurus serval*) (Figura 14). Todas estas especies son felinos de tamaño medio.

En el registro fósil ya se aprecian dos especies diferenciadas por su tamaño, datadas en 4 millones de años y que se cree que correspondían a los ancestros de los géneros actuales *Caracal* y *Leptailurus*, pues esa datación encaja con las fechas obtenidas por estudios moleculares.(9)

Género *Caracal*

- 1) *Caracal aurata* → Gato dorado africano (2 subespecies)
- 2) *Caracal caracal* → Caracal común (8 subespecies)

Género *Leptailurus*

- 1) *Leptailurus serval* → Serval (18 subespecies)

Figura 14. Especies de los géneros *Caracal* y *Leptailurus*.(19)

La palabra caracal proviene de la palabra de origen turco “*karakulak*” que significa “orejas negras”. De hecho, una característica común a todas las especies del linaje Caracal son estas orejas negras, también características por su forma triangular, un rasgo que no comparte con el resto de la familia Felidae. Este rasgo, las orejas triangulares, se considera que ha evolucionado de manera independiente al de otros géneros que también tiene orejas puntiagudas, como *Lynx* y *Felis*, ya que el rasgo ancestral de todas estas especies son las orejas redondeadas, que heredaron el resto de especies del *Proailurus*, como ya se ha mencionado con anterioridad (Figura 3).(3)

El **gato dorado africano** o *Caracal aurata* vive en África Central y tiene dos subespecies: *C. a. aurata* y *C. a. celidogaster*. El **caracal común** o *Caracal caracal* tiene ocho subespecies, las cuales habitan en África excepto *C. c. schmitzi* que vive en Asia.

El **serval** o *Leptailurus serval* es la única especie del género *Leptailurus*. No se encuentra amenazado por lo que ha sido clasificado como preocupación menor por la IUCN.(7) Sin embargo, algunas de sus subespecies han sido llevadas a la extinción debido a la caza excesiva. Existen más de quince subespecies de *Leptailurus serval*, y todas ellas habitan exclusivamente en el continente africano. El gato Savannah es una raza de gato doméstico resultado del cruce entre un serval y un gato doméstico, apreciada por su gran tamaño.

Linaje Ocelote

El siguiente linaje está compuesto por especies del **género *Leopardus***, conocidas comúnmente como **ocelotes** (Figura 15). Estos felinos habitan en América, principalmente en países de América del Sur. Se cree que todas tienen un ancestro común de Norteamérica, a partir del cual se produjo la radiación de todos los ocelotes actuales.(9)

Especies y subespecies del género *Leopardus*:

- 1) *Leopardus braccatus* → Gato de los pajonales del Plata o gato del Pantanal (2 subespecies)
- 2) *Leopardus colocolo* → Colocolo o gato de los pajonales (2 subespecies)
- 3) *Leopardus emiliae*
- 4) *Leopardus geoffroyi* → Gato montés sudamericano o gato de Geoffroy
- 5) *Leopardus guigna* → Huiña, güiña o gato colorado (2 subespecies)
- 6) *Leopardus guttulus* → Tirica, gato tigre chico o gato pintado chico
- 7) *Leopardus jacobitus* → Gato andino, titi, chinchay, gato lince u osjo
- 8) *Leopardus pajeros* → Gato de los pajonales, gato de las pampas o gato pajero (5 subespecies)
- 9) *Leopardus pardalis* → Ocelote (10 subespecies)
- 10) *Leopardus tigrinus* → Leopardo tigre (3 subespecies)
- 11) *Leopardus wiedii* → Gato tigre, tigrillo, caucel, maracayá o margay (11 subespecies)

Figura 15. Especies del género *Leopardus*.(19)

La única especie en peligro es el ***Leopardus jacobitus***. Del resto, son clasificadas como vulnerables por la IUCN *Leopardus braccatus*, *Leopardus guigna* y *Leopardus tigrinus*. Las especies restantes son consideradas casi amenazadas o de preocupación menor, salvo dos: *Leopardus emiliae* porque ser una especie reciente como se explica más adelante, y *Leopardus pajeros* que, a pesar de estar ya incluida en el Catalogue of Life (19) que recoge todas las especies del mundo, todavía no se ha establecido su estado de conservación.(7)

El **gato de Geoffroy** (*Leopardus geoffroyi*) es el felino más común de América del Sur. Hasta hace poco se consideraba que tenía cinco subespecies, pero según un estudio reciente realizado por Oliveira do Nascimento en 2014 esto podría no ser así. Así, este autor, tras estudiar y comparar muchos ejemplares, estableció que el *Leopardus geoffroyi* posee un alto nivel de diversidad genética pero sin ningún tipo de estructura geográfica, por lo que considera que no se pueden establecer subespecies distintas.(29)

De igual manera, hasta 2013 el **tirica** o *Leopardus guttulus* se incluía dentro de la especie *Leopardus tigrinus* hasta que se comprobó que no había intercambio genético entre las dos especies. En este mismo estudio también se confirmó que no es raro que se produzcan procesos de hibridación entre algunas especies del género *Leopardus* al igual que ocurre con el gato montés y el gato doméstico.(30)

Finalmente, ***Leopardus emiliae*** ha sido recientemente clasificada como especie gracias a un estudio publicado por Oliveira do Nascimento et al. a mitad del 2017.(31)

Linaje Lynx

El linaje *Lynx* divergió hace 7,2 millones de años. Anteriormente, este linaje se vinculaba con el género *Panthera*, pero estudios más recientes rebaten esta teoría. Actualmente, se cree que los ancestros de estos animales llegaron a Eurasia desde Norteamérica a partir del puente de Beringia, ya que existe un buen registro fósil proveniente tanto de Eurasia como de Norteamérica. El género *Lynx* se compone tan sólo de cuatro especies (Figura 16), de las que el lince rojo y el lince canadiense fueron las primeras en aparecer, por lo que el lince euroasiático y el lince ibérico guardan una mayor relación entre ellos.(9)

Especies del género Lynx:

- *Lynx rufus* → Lince rojo (12 subespecies)
- *Lynx canadensis* → Lince canadiense (3 subespecies)
- *Lynx lynx* → Lince boreal o euroasiático (5 subespecies)
- *Lynx pardinus* → Lince ibérico

Figura 16. Especies del género *Lynx*.(19)

En la actualidad, en Europa habitan dos de estas especies: el lince europeo (*Lynx lynx*) y el lince ibérico (*Lynx pardinus*), mientras que en América, encontramos el lince rojo (*Lynx rufus*) y el lince canadiense (*Lynx canadensis*).

El **lince europeo** (*Lynx lynx*) es la más grande de las cuatro especies de lince. Habita en gran parte de Europa y en partes de Asia Central y Rusia. Su población se mantiene estable ya que

sus amenazas se mantienen relativamente bajas, aunque algunas de sus subespecies sí que se encuentran en peligro crítico. En total incluye cinco subespecies, siendo *L. l. wrangeli* la más abundante.(14)

El **lince ibérico** (*Lynx pardinus*) se encuentra únicamente en el centro y el Sur de la Península Ibérica. En el año 2002, cuando se iniciaron los programas de recuperación del lince ibérico, no llegaban al centenar de ejemplares. Este número tan bajo provocó una baja diversidad genética lo que les hizo más vulnerables a enfermedades y defectos congénitos. Los lince ibéricos se crían bien en cautividad, por lo que los esfuerzos para la recuperación de la especie se han centrado en la cría en cautividad para después liberarlos en la naturaleza. Para ello se han establecido cuatro centros de cría más un zoológico que se encargan de su reproducción y desde 2010 hasta principio del 2017 se han reintroducido 176 ejemplares en hábitats seleccionados. A todos los lince liberados se les sigue el rastro con un collar localizador, gracias a lo que se calcula que el 60% ha logrado sobrevivir.(14) Los datos del último censo, realizado en 2016, alcanza la cifra de 483 ejemplares (Figura 17).(32)

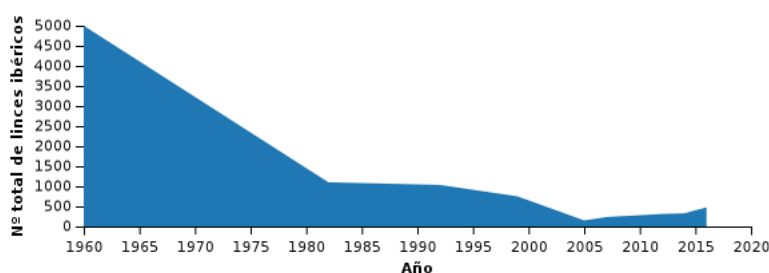


Figura 17. Evolución del censo del lince ibérico en España.(33)

El lince ibérico es una de las especies de felinos en mayor peligro de extinción según el World Wildlife Fund (WWF), aunque su censo haya aumentado notablemente en los últimos años. Las causas de este peligro son principalmente cuatro: (34)

- 1) La **alimentación**: Son depredadores especializados en la caza de conejos, pero la población de estos en la Península Ibérica ha disminuido, por lo que el lince ibérico dispone de menos fuentes de comida.
- 2) Los **accidentes de coche**: El 2012 fue el año más catastrófico, con 22 pérdidas por atropellos. El porcentaje de pérdidas debido a accidentes es bastante importante.
- 3) La **pérdida de su hábitat** natural por la acción del hombre, al construir infraestructuras y degradar su hábitat.
- 4) La **caza**: Aunque se prohibió en la década de los setenta, todavía existe la caza ilegal de individuos de esta especie.

Durante el Pleistoceno Superior, el lince ibérico (*Lynx pardinus*) se encontraba distribuido por toda la Península Ibérica, mientras que el lince europeo (*Lynx lynx*) sólo se localizaba en el

Noroeste. El actual lince ibérico (*Lynx pardinus*) redujo su talla al adaptarse al hábitat mediterráneo y especializarse en la caza de conejos, la presa más abundante en ese entorno; sin embargo, durante el Pleistoceno Superior su tamaño era mayor al ser su dieta más variada.(25)

Linaje Puma

Este linaje incluye dos **géneros: *Puma* y *Acinonyx*** (Figura 18) y divergió hace 6,7 millones de años. Hay un abundante registro fósil, siendo el fósil más antiguo perteneciente al género *Acinonyx* con alrededor de 3,8-3,4 millones de años. Estos fósiles muestran similitud de tamaño con las especies modernas, pero con diferencias en su morfología.(9)

El género *Puma* incluye dos especies: el **puma o león de montaña** (*Puma concolor*) con 6 subespecies y el **yaguarundí o gato moro** (*Puma yagouaroundi*) con 8 subespecies. Ambas especies habitan en América y son clasificadas como de preocupación menor por la IUCN.(7,14)

Género *Puma*:

- *Puma concolor* → Puma o león de montaña (6 subespecies)
- *Puma yagouaroundi* → Yaguarundí o gato moro (8 subespecies)

Género *Acinonyx*:

- *Acinonyx jubatus* → Guepardo o chita (5 subespecies)

Figura 18. Especies de los géneros *Puma* y *Acinonyx*.(19)

El género *Acinonyx* alberga hoy en día únicamente la especie *Acinonyx jubatus*, conocido comúnmente como **guepardo o chita**. Esta especie se originó a partir del puma en América del Norte desde donde luego migraría a África y Asia.(12) Es el animal terrestre más veloz, pudiendo alcanzar hasta los 115 km/h. En la actualidad está considerado especie vulnerable.

Linaje Gato Leopardo

Este linaje y el siguiente – el linaje del gato doméstico– se separaron entre sí hace 6,2 millones de años. El linaje del gato leopardo está compuesto por los **géneros *Otocolobus* y *Prionailurus*** (Figura 19).(9)

El **manul, gato de Pallas** u *Otocolobus manul* es una especie de Asia Central, cuyo hábitat se encuentra amenazado por la mano del hombre. Es difícil estudiar su filogenia, ya que algunos estudios identifican esta especie como una divergencia temprana del linaje de los gatos domésticos. El análisis de Yu et al. (18) apoya esta teoría, aunque algunos datos de sus estudios no la corroboran.

Género *Otocolobus*:

- *Otocolobus manul* → Manul o gato de Pallas (3 subespecies)

Género *Prionailurus*:

- *Prionailurus bengalensis* → Gato de Bengala o gato leopardo (11 subespecies)
- *Prionailurus iriomotensis* → Gato de Iriomote
- *Prionailurus planiceps* → Gato de cabeza plana
- *Prionailurus rubiginosus* → Gato herrumbroso (2 subespecies)
- *Prionailurus viverrinus* → Gato pescador

Figura 19. Especies de los géneros *Otocolobus* y *Prionailurus*.(19)

Del tamaño de un gato doméstico pero más estilizado, el **gato de Bengala, gato leopardo** o ***Prionailurus bengalensis*** y todas sus subespecies habitan zonas de Asia. Los únicos fósiles encontrados del linaje del gato leopardo se cree que probablemente pertenezcan a *Prionailurus bengalensis*, están datados del Pleistoceno Medio y fueron encontrados en Asia.(9) El gato leopardo puede ser fácilmente criado en cautividad y debido a esto fue cruzado con un gato doméstico de pelo corto en 1963 en Estados Unidos para originar la raza de gato doméstico **bengalí**.(35) Esta raza es la primera de gatos híbridos, aunque el propósito inicial de este cruzamiento fue el estudio de la resistencia del gato leopardo al virus de la leucemia felina (FeLV).(36)

El **gato de Iriomote** o ***Prionailurus iriomotensis*** se encuentra únicamente en la isla de Iriomote (Japón). En 2008 su población rondaba los 100 individuos, por lo que ascendió a especie en peligro crítico. En la actualidad se encuentra en descenso por la pérdida de su hábitat y el incremento de los accidentes de tráfico.(37)

El **gato de cabeza plana** o ***Prionailurus planiceps*** del sureste asiático habita zonas de humedales, al igual que el gato pescador. Se alimenta de los peces y ranas que pesca en estos humedales, pero el desarrollo de las zonas urbanas está acabado con este ecosistema, por lo que se espera que su población vaya en disminución. Durante los años 80 se creyó que se había extinguido, pero años más tarde se comprobó que la especie aún sobrevivía. Actualmente se clasifica como en peligro.(14)

El **gato herrumbroso** o ***Prionailurus rubiginosus***, nativo de India y Sri Lanka, es la especie de felino más pequeño, y pesa en torno a 1 kg. Las mayores amenazas para su conservación son la destrucción de su hábitat, la caza y la hibridación con gatos domésticos, y se clasifica como una especie casi amenazada.(14)

Conocido como el **gato pescador** por sus hábitos alimenticios, el *Prionailurus viverrinus* vive en Asia y ha sido clasificado como vulnerable por la pérdida de zonas de humedales, su hábitat natural.(7)

Linaje Gato Doméstico

Incluye a todo el **género Felis**, término acuñado por primera vez en 1758 por Linneo (Figura 20).(17) A pesar de la abundancia en fósiles, es casi imposible distinguir las diversas especies que componen su filogenia, sobre todo al no tener los restos completos. El fósil más antiguo del género se atribuye a uno encontrado en Kenia con más de 4 millones de años.(9)

Género Felis:

- 1) *Felis chaus* → Gato de la jungla o gato de los pantanos (10 subespecies)
- 2) *Felis margarita* → Gato de las arenas (6 subespecies)
- 3) *Felis nigripes* → Gato patinegro (2 subespecies)
- 4) *Felis silvestris* → Gato montés euroasiático (25 subespecies)

Figura 20. Especies del género Felis.(19)

El **gato de la jungla** o *Felis chaus* habita principalmente en Asia, pero puede encontrarse tanto en la Rusia europea como en el Delta del Nilo, y resulta llamativa su gran adaptabilidad al hombre. Se suele cruzar con el gato doméstico para conseguir híbridos llamados Chausies, que son considerados una raza de gato doméstico.

El **gato de las arenas o del desierto** (*Felis margarita*) y el **gato patinegro** (*Felis nigripes*) son las especies más pequeñas de este género y cada una incluye varias subespecies. El primero puede encontrarse tanto en África como en Asia, pero el segundo sólo habita en el Sur de África. El gato patinegro es una especie vulnerable.(7)

El **gato montés euroasiático**, también conocido como **gato salvaje** (*Felis silvestris*) es la especie de la que derivan todas las subespecies de gatos salvajes y el gato doméstico (Figura 21). El **gato montés** colonizó Europa durante el Pleistoceno Medio (450.000 – 200.000 años). Se trata de un carnívoro solitario, bastante territorial y de hábitos nocturnos. Es el felino de menor tamaño de Europa, aunque los machos son más grandes que las hembras (7,5 frente a 5 kg).(25)

Por lo general, los gatos monteses que habitan en zonas con clima frío tienen una capa de pelo más gruesa, una cara más redondeada, y extremidades, cola y orejas más pequeñas, mientras que aquellos que viven en zonas cálidas suelen tener extremidades más finas, la cara más alargada, largas orejas puntiagudas, una larga cola y una fina capa de pelo corto. Debido a

esto, hasta hace pocos años se consideraban a estos animales como dos especies diferentes: *Felis silvestris* para el gato montés europeo y *Felis lybica* para los que habitan en el continente africano y en la península arábiga. Sin embargo, en la actualidad, se consideran subespecies de *Felis silvestris*, nombrándose ***Felis silvestris silvestris*** y ***Felis silvestris lybica***. En la figura 21 se representan las subespecies de *Felis silvestris* confirmadas, gracias a estudios de ADN realizados por Driscoll et al.(38)

Las subespecies de *Felis silvestris* más importantes:

- *Felis silvestris silvestris* → Gato montés europeo
- *Felis silvestris lybica* → Gato salvaje africano (y de la península arábiga)
- *Felis silvestris cafra* → Gato salvaje de la zona de África subsahariana
- *Felis silvestris ornata* → Gato salvaje asiático
- *Felis silvestris bieti* → Gato salvaje del norte de China
- *Felis silvestris catus* → Gato doméstico

Figura 21. Subespecies de *Felis silvestris* confirmadas por Driscoll et al.(38)

De todas estas subespecies, se reconocen a las cinco primeras como salvajes, siendo la última, el *Felis silvestris catus*, la única domesticada, a partir del gato salvaje africano (*Felis silvestris lybica*) como se explica a continuación en el apartado dedicado a la domesticación.(39)

El **gato doméstico** (*Felis silvestris catus*) puede asilvestrarse y vivir de manera independiente al hombre lo que puede suponer un riesgo para los gatos salvajes. Dentro de la Península Ibérica, la presencia de gatos asilvestrados (*Felis silvestris catus*) puede suponer un riesgo tanto para el gato montés (*Felis silvestris silvestris*) como para el lince ibérico (*Lynx pardinus*), ya que pueden actuar como reservorios y dispersores de enfermedades. Además en el caso del gato montés es bastante común que se apareen con gatos domésticos asilvestrados dando lugar a híbridos que podrían hacer peligrar en un futuro al propio gato montés.(40)

La domesticación

La domesticación de plantas y animales ha tenido un gran efecto en la biosfera y en la evolución del hombre.(41) Se trata de un proceso largo y de continuo cambio que afecta a distintas especies en diversos lugares del planeta. Aunque distintos autores tienen diferentes puntos de vista acerca del concepto de domesticación, todos están de acuerdo en que es una relación de doble dirección entre humanos y poblaciones de animales o plantas.(42)

Cambios debidos a la domesticación:

La domesticación produce en los animales cambios tanto en rasgos fisiológicos y morfológicos como de comportamiento. La reducción de la desconfianza y la disminución de la reactividad a estímulos externos son algunos de los cambios de comportamiento que se producen como consecuencia de la domesticación. Estos cambios, que a su vez tienen un gran impacto en la fisiología animal, se han relacionado con modificaciones en el cerebro de los animales domesticados en tamaño (Figura 22), organización y función. Así, numerosos estudios han corroborado una reducción sistemática del tamaño del cerebro de los animales domesticados comparados con sus ancestros salvajes. Esta reducción se cree que puede suceder en las primeras fases de la domesticación de una especie y de manera rápida.(42)

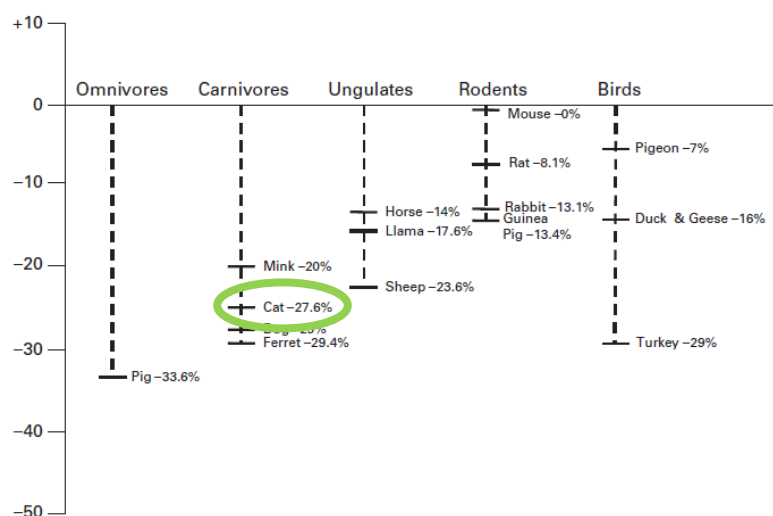


Figura 22. Reducción en el tamaño del cerebro de diferentes grupos de animales domesticados. Las cifras corresponden al porcentaje de masa cerebral perdida en comparación con especies ancestrales salvajes.(42)

Además, todos estos cambios producidos se consideran irreversibles, ya que se ha observado que los gatos domésticos (*Felis silvestris catus*) que han vivido lejos de la influencia humana durante varias generaciones no muestran signos de recuperación de masa cerebral.(42)

La domesticación del gato

El gato se convirtió en un componente regular de la fauna europea en el primer milenio después de Cristo. Sin embargo, intentar encontrar el origen de los gatos actuales en zonas con gatos salvajes se convierte en prácticamente imposible debido a la dificultad de diferenciar osteológicamente entre gatos domésticos y salvajes debido a los frecuentes apareamientos entre ellos.(43)

El gato sufrió una domesticación por **vía comensal**. La vía comensal es la más frecuente en animales que tienen un contacto inicial con humanos para alimentarse de sus sobras o cazar otros animales que habitan cerca de asentamientos humanos. En algún momento, estos

animales desarrollan vínculos socioeconómicos con los humanos y en consecuencia terminan asociándose con ellos.(42)

En el caso del gato, el contacto inicial no llegaría a producirse hasta que el hombre empezó a establecerse en asentamientos más permanentes, donde los gatos se verían atraídos por las plagas de especies comensales de la zona. Los ratones serían una de estas especies comensales, cuya presencia se debía al almacenaje de granos de cereal. Esto produciría un contacto continuo entre el gato salvaje y el hombre que acabaría en la domesticación.(38,39,41-46)

Sin embargo, algunos autores consideran al gato como una especie semidomesticada debido a que muchas poblaciones se encuentran en contacto con otras especies de gato salvaje y no siempre los humanos tienen control sobre su alimentación y cría.(45)

Cuándo y dónde:

Los estudios de ADN mitocondrial de gatos modernos – salvajes y domésticos – demuestran que los antepasados del gato doméstico actual (*Felis silvestris catus*) provenían de poblaciones de gatos salvajes (***Felis silvestris lybica***) de Oriente Medio.(44) El *Felis silvestris lybica* tiene un carácter mucho más dócil que otras subespecies de *Felis silvestris*, motivo que se cree fue fundamental en la domesticación de esta subespecie y no otra.(43) Por lo tanto, se considera que los primeros félidos fueron domesticados en Oriente Medio, estando relacionados, como se ha explicado anteriormente, con la sedentarización de los grupos humanos en esa región a inicios del Neolítico.(38,42)

Además de los datos de ADN, las primeras evidencias arqueológicas sugieren que la domesticación del gato se produjo hace al menos 9.500 años en Chipre.(46) Sin embargo, la domesticación a través de restos arqueológicos es difícil de probar, ya que son necesarias muchas evidencias para poder asegurar que un animal está domesticado. A continuación, se detallan las primeras evidencias de domesticación en distintas regiones del planeta a partir de distintos hallazgos arqueológicos:

Chipre: (46)

En esta isla encontramos el hallazgo arqueológico más antiguo de relación entre humanos y felinos. Se trata de un esqueleto de gato enterrado junto al de un hombre en el yacimiento de Shillourokambos. Tras un estudio osteológico, este se identificó como un ejemplar de *Felis silvestris lybica* de ocho meses de edad, aunque no fue posible determinar el sexo. Para datar los restos, utilizaron su localización en los estratos, el tamaño del animal y el estado de

conservación. Así, se llegó a la conclusión de que el esqueleto era demasiado grande para tratarse de un gato posterior al Neolítico, lo que lo sitúa hace 9.500 – 9.200 años (7.500-7.300 a.C.).

Esta evidencia precede a cualquier otra conocida hasta la fecha de contacto entre el gato y el hombre. El entierro conjunto sugiere que en esa época ya se establecían relaciones especiales con estos animales; además, estatuillas de barro o piedra con forma de felino encontradas en otras zonas de Oriente Medio refuerzan esta teoría.

Chipre se ha mantenido separada 60-80 kilómetros del continente desde su formación y si a esto le añadimos que no se han hallado evidencias de ninguna especie felina nativa, llegamos a la conclusión de que el gato fue introducido en la isla por el hombre.

De esta forma, tras constatar estos primeros indicios de domesticación en Oriente Medio, a través de los estudios de ADN moderno se teoriza que sus descendientes fueron transportados por todo el mundo por grupos humanos. (38)

Egipto: (43)

Las siguientes evidencias de domesticación encontradas datan de 5.000 años más tarde, ya en el Antiguo Egipto (3.150 – 332 a.C) cuando el gato empezó a aparecer con frecuencia en el arte egipcio y ganar mucha popularidad. De hecho, hasta la introducción de los estudios de ADN, se creía que el gato había sido domesticado en esta época. En Egipto ya había algunas leyes relacionadas con el gato, y por ejemplo, se consideraba un crimen la matanza de gatos para consumo y estaba prohibido exportarlos fuera del país. También fueron introducidos en la mitología egipcia, llegando incluso a representar diosas (Mafdet y Bastet). El culto a Bastet incluía la creación de cementerios para gatos y la momificación de estos como ofrenda a la diosa (Figura 23a). Estas momias han sido estudiadas y muestran un gran porcentaje de *Felis silvestris* así como en algunas ocasiones gatos de la jungla (*Felis chaus*) y servales (*Felis serval*). Los gatos domésticos egipcios encontrados tienen un tamaño mayor que el de sus parientes salvajes. Esto resulta extraño, ya que los procesos de domesticación normalmente tienden a disminuir el tamaño de los animales. Sin embargo, este hecho puede deberse a una mejor nutrición y mayores cuidados, y al estatus especial que tenían los gatos en esa sociedad.

El hallazgo de un esqueleto (Figura 23b) en un cementerio de las élites de Hieracómpolis (Egipto), identificado posteriormente como *Felis silvestris*, o posiblemente una subespecie, el gato montés euroasiático (*Felis silvestris lybica*), demuestra que los gatos ya se mantenían en cautividad antes del Antiguo Egipto (4.000 a.C.).

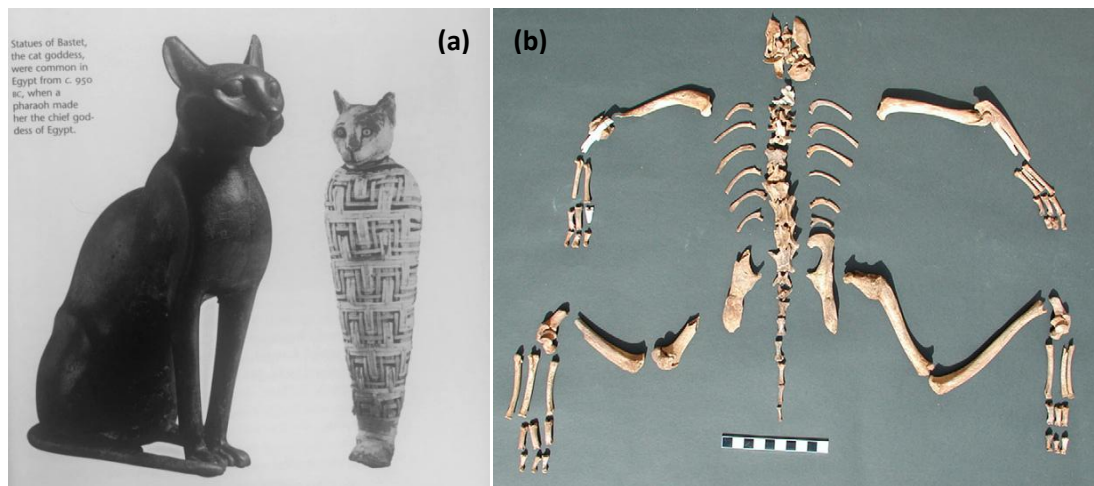


Figura 23.(a) Estatuas egipcias para albergar gatos momificados en su interior.(47) (b) Esqueleto de *Felis silvestris* encontrado en Hieracópolis.(43)

La supuesta cautividad se deduce por las lesiones que se encontraron en el esqueleto, que se calcula que requirieron al menos 4-6 semanas para curarse, y durante este tiempo el animal tuvo que haber sido protegido de depredadores y alimentado. Este suceso es considerado puntual, al igual que el esqueleto enterrado en Chipre, ya que el proceso de domesticación es muy gradual y no se considera completo hasta el Imperio Medio y Nuevo del Antiguo Egipto (2.000 - 1.000 a.C.) cuando adquirió el importante estatus social mencionado con anterioridad.

China:

Los restos felinos encontrados en Shaanxi, China fueron considerados evidencia de domesticación tras la datación, el estudio biométrico y el análisis de los isótopos de carbono y nitrógeno de los huesos. Hu et al. (44,48) plantearon dos posibles alternativas: que estos restos fueran un indicio de domesticación del gato o que se tratara de un gato salvaje de la zona, aunque creían más factible la primera opción. Bar-Oz et al. (49) rebatieron su teoría inicial sugiriendo que se trataba sólo de gatos salvajes de la zona de Shaanxi. Años más tarde, Vigne et al. (35) corroboraron lo que habían dicho Bar-Oz et al. al confirmar que no se trataba de *Felis silvestris*, sino que se trataba de un gato leopardo (*Prionailurus bengalensis*).

Pero, a pesar de que el carácter doméstico fue descartado, los análisis de isótopos sugieren que era alimentado por el hombre, lo que indicaría que convivía con él.

CONCLUSIONES

- I. Todos los felinos actuales proceden del mismo ancestro común, del género *Proailurus*, que evolucionó para dar lugar a los linajes actuales (Panthera, Catopuma, Caracal, Ocelote, Lynx, Puma, Gato Leopardo y Gato Doméstico)
- II. Aunque se trata de un tema en constante estudio, todavía no se conoce con certeza cómo se ha producido la evolución de las distintas especies de la familia Felidae. Este trabajo incluyen las últimas hipótesis, pero no sería extraño que nuevos estudios de biología molecular o hallazgos paleontológicos revelaran que algunas fechas o relaciones entre especies son erróneas, o incluso podrían descubrirse especies desconocidas hasta la fecha.
- III. La principal causa de extinción de los felinos modernos es el ser humano. Sin embargo, también es posible ayudar a la protección de estas especies en peligro mediante programas de recuperación, como los del tigre y el lince ibérico.
- IV. El origen de la domesticación del gato, que hasta el 2004 se creía que se produjo en Egipto, se sitúa actualmente en Chipre, gracias al hallazgo de un esqueleto de gato que mostraba indicios de domesticación.

CONCLUSIONS

- I. All contemporary felines derive from the same common ancestor of the genus *Proailurus* which evolves to the current lineages: Panthera, Bay Cat, Caracal, Ocelot, Lynx, Puma, Leopard Cat and Domestic Cat.
- II. Even though it's being constantly studied, there is still missing information about how the evolution of the different species of the Felidae family happened. This project includes the last hypotheses, but it shouldn't surprise us if new molecular biology studies or paleontological discoveries demonstrate that some dates or relationships between species are wrong or even if unknown species are found.
- III. The main reason of the modern felids' extinction is the human being. However, it is also possible to help to protect these endangered species by recovery programs like the tiger and Iberian lynx ones.
- IV. The origin of cat domestication was believed to be in Egypt until 2004, when the discovery of a cat skeleton with domestication evidences placed the cat domestication in Cyprus.

VALORACIÓN PERSONAL

He disfrutado mucho con la realización del trabajo al tratarse de un tema que me resultaba muy interesante, y me ha permitido aprender cosas nuevas sobre los felinos y su historia evolutiva.

Además, la realización de este trabajo me ha enseñado a manejar correctamente las bases de datos de artículos científicos y a redactar un trabajo científico. También me ha permitido aprender la correcta estructura de un trabajo y su bibliografía.

BIBLIOGRAFÍA

¹ *Taxonomía - Wikipedia, la enciclopedia libre*. Visitado 20/08/2017.
<https://es.wikipedia.org/wiki/Taxonom%C3%ADa>

² *Mammalia - Wikipedia, la enciclopedia libre*. Visitado 20/08/2017.
<https://es.wikipedia.org/wiki/Mammalia>

³ *Evo Eco Devo - University of Virginia*. (2013). Visitado 09/11/2016.
<https://wiki.shanti.virginia.edu/display/EvoEcoDevo/Grant>

⁴ Scott, K. & Broom, J. (2015). *Animalium* (P. Amengual Trad.). Impedimenta.

⁵ Zhang W.Q. & Zhang M.H. (2013). Complete mitochondrial genomes reveal phylogeny relationship and evolutionary history of the family Felidae. *Genetics and Molecular Research: GMR*, 12(3), 3256.

⁶ Driscoll, C. A.; Macdonald, D. W. & O'Brien, S. J. (2009). From wild animals to domestic pets, an evolutionary view of domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 9971.

⁷ *The IUCN Red List of threatened species*. Visitado 01/08/2017. <http://www.iucnredlist.org/>

⁸ Cuff, A.R.; Randau, M.; Head, J.; Hutchinson, J.R.; Pierce, S.E. & Goswami, A. (2015). Big cat, small cat: Reconstructing body size evolution in living and extinct Felidae. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(8), 1516.

⁹ Werdelin, L.; Yamaguchi, N.; Johnson, W. & O'Brien, S. J. (2010). Phylogeny and evolution of cats (Felidae). *Biology and Conservation of Wild Felids*, Oxford University Press, 59-82.

¹⁰ Peigné, S. (1999). *Proailurus, l'un des plus anciens Felidae (Carnivora) d'Eurasie: Systématique et évolution*. *Bulletin De La Société d'Histoire Naturelle De Toulouse*, 135, 125-134.

- ¹¹ Antón, M. *The beginnings of catkind: Proailurus – Blog Chasing Sabretooths*. Visitado 15/07/2017. <https://chasingsabretooths.wordpress.com/2014/11/27/the-beginnings-of-catkind-proailurus/>
- ¹² Johnson, W. E.; Eizirik, E.; Pecon-Slattery, J.; Murphy, W. J.; Antunes, A.; Teeling, E. et al. (2006). The late Miocene radiation of modern Felidae: A genetic assessment. *Science*, 311(5757), 73.
- ¹³ Colson, R. (2013). *Coleccionista de huesos: Dinosaurios y otros animales prehistóricos* (Laia Collell Trad.). Susaeta.
- ¹⁴ Dell'Amore, C. & Sartore, J. *Out of the shadows, the wildcats you've never seen – National Geographic*. Visitado 01/03/2017. <http://www.nationalgeographic.com/magazine/2017/02/photo-ark-little-cats/>
- ¹⁵ Davis, B. W.; Li, G. & Murphy, W. J. (2010). Supermatrix and species tree methods resolve phylogenetic relationships within the big cats, Panthera (Carnivora: Felidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(1), 64.
- ¹⁶ *Pantherinae - Wikipedia, la enciclopedia libre*. Visitado 01/07/2017. <https://es.wikipedia.org/wiki/Pantherinae>
- ¹⁷ Mattern, M. Y. & McLennan, D. A. (2000). Phylogeny and speciation of felids. *Cladistics*, 16(2), 232.
- ¹⁸ Yu, L. & Zhang, Y. (2005). Phylogenetic studies of pantherine cats (Felidae) based on multiple genes, with novel application of nuclear β -fibrinogen intron 7 to carnivores. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35(2), 483.
- ¹⁹ *Catalogue of life*. Visitado 01/08/2017. <http://www.catalogueoflife.org/>
- ²⁰ Christiansen, P. (2008). Species distinction and evolutionary differences in the clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) and Diard's clouded leopard (*Neofelis diardi*). *Journal of Mammalogy*, 89(6), 1435–1446.
- ²¹ Li, G.; Davis, B. W.; Eizirik, E. & Murphy, W. J. (2015). Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research*, 26(1).
- ²² *La población de tigres aumenta por primera vez en 100 años - National Geographic*. (2016). Visitado 01/07/2017. <http://www.nationalgeographic.es/animales/la-poblacion-de-tigres-aumenta-por-primera-vez-en-100-anos>
- ²³ Christiansen, P. (2008). Phylogeny of the great cats (Felidae: Pantherinae), and the influence of fossil taxa and missing characters. *Cladistics*, 24(6), 977.

²⁴ Weissengruber, G.; Forstenpointner, G.; Peters, G.; Kübber-Heiss, A. & Fitch, W. (2002). Hyoid apparatus and pharynx in the lion (*Panthera leo*), jaguar (*Panthera onca*), tiger (*Panthera tigris*), cheetah (*Acinonyx jubatus*) and domestic cat (*Felis silvestris* f. *catus*). *Journal of Anatomy*, 201(3), 195-209.

²⁵ Villaluenga Martínez, A. (2016). Presencia de felinos (*Felis*, *Lynx* y *Panthera*) en el registro arqueológico de la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior. *Archaeofauna: International Journal of Archaeozoology*, 25, 185.

²⁶ Berman, M. (2016). Leopards. *Salem Press Encyclopedia of Science*.

²⁷ Berman, M. (2016). Jaguars. *Salem Press Encyclopedia of Science*.

²⁸ Asian golden cat (*Pardofelis temminckii*) - *Wild Cats Magazine*. Visitado 15/08/2017. <http://wildcatsmagazine.nl/wild-cats/asian-golden-cat-pardofelis-temminckii/>

²⁹ Oliveira do Nascimento, F. (2014). On the morphological variation and taxonomy of the Geoffroy's cat *Leopardus geoffroyi* (d'Orbigny & Gervais, 1844) (Carnivora, Felidae). *Papeis Avulsos De Zoologia*, 54(11).

³⁰ Trigo, T. C.; Schneider, A.; de Oliveira, T. G.; Lehugeur, L. M.; Silveira, L.; Freitas, T. R. O. & Eizirik, E. (2013). Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of Neotropical Wild Cat. *Current Biology*, 23(24), 2528.

³¹ Oliveira do Nascimento, F. & Feijó, A. (2017). Taxonomic revision of the tigrina (*Leopardus tigrinus*) (Schreber, 1775), species group (Carnivora, Felidae). *Papeis Avulsos De Zoologia*, 57(19).

³² Iberlince - Lince ibérico. Visitado 15/08/2017. <http://www.iberlince.eu/>

³³ Lynx pardinus - *Wikipedia, la enciclopedia libre*. Visitado 01/08/2017. https://es.wikipedia.org/wiki/Lynx_pardinus

³⁴ Iberian lynx - *WWF*. Visitado 01/07/2017. http://wwf.panda.org/about_our_earth/species/profiles/mammals/iberian_lynx/

³⁵ Vigne, J.; Evin, A.; Cucchi, T.; Dai, L.; Yu, C.; Hu, S. et al. (2016). Earliest "domestic" cats in China identified as leopard cat (*Prionailurus bengalensis*). *Public Library of Science ONE* 11(1).

³⁶ Fogle, B. (2009). *Gatos España*.

³⁷ *Prionailurus bengalensis* ssp. *iriomotensis* (Iriomote cat). Visitado 15/08/2017. <http://www.iucnredlist.org/details/18151/0>

³⁸ Driscoll, C. A.; Menotti-Raymond, M.; Roca, A. L.; Hupe, K.; Johnson, W. E.; Geffen, E. et al. (2007). The Near Eastern origin of cat domestication. *Science*, 317(5837), 519.

- ³⁹ Ottoni, C.; Van Neer, W.; De Cupere, B.; Daligault, J.; Guimaraes, S.; Peters, J. et al. (2017). The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world. *Nature Ecology & Evolution*, (1).
- ⁴⁰ Tobajas, J. (2016). Riesgos genéticos y sanitarios asociados al gato asilvestrado (*Felis silvestris catus*): El caso de los felinos salvajes de la Península Ibérica. *Chronica Naturae*, (6), 63-82.
- ⁴¹ Larson, G. & Fuller, D. (2014). The evolution of animal domestication. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1).
- ⁴² Zeder, M. A. (2012). Pathways to animal domestication. *Biodiversity in Agriculture: Domestication, Evolution, and Sustainability*, 227-259.
- ⁴³ Linseele, V.; Van Neer, W. & Hendrickx, S. (2007). Evidence for early cat taming in Egypt. *Journal of Archaeological Science*, 34(12), 2081.
- ⁴⁴ Hu, Y.; Hu, S.; Wang, W.; Wu, X.; Marshall, F. B.; Chen, X. et al. (2014). Earliest evidence for commensal processes of cat domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(1), 116.
- ⁴⁵ Montague, M. J.; Li, G.; Gandolfi, B.; Khan, R.; Aken, B. L.; Searle, S. M. J. et al. (2014). Comparative analysis of the domestic cat genome reveals genetic signatures underlying feline biology and domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(48).
- ⁴⁶ Vigne, J.; Debue, K.; Guilaine, J.; Haye, L. & Gérard, P. (2004). Early taming of the cat in Cyprus. *Science*, 304(5668), 259.
- ⁴⁷ Rogers, K. M. (2006). *Cats*. London: Reaktion Books Ltd.
- ⁴⁸ Hu, Y. & Marshall, F. B. (2014). Reply to Bar-Oz et al.: Commensalism and mutualism as early incentives for cat domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(10).
- ⁴⁹ Bar-Oz, G.; Weissbrod, L. & Tsahar, E. (2014). Cats in recent Chinese study on cat domestication are commensal, not domesticated. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(10).